УДК 598.1:473-18

ГИСТОГЕНЕЗ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ МИОГЕНЕЗА АМНИОТ

И. Н. Борисов

(Архангельский медицинский институт)

Гистогенез поперечнополосатых мышц пресмыкающихся специально никогда не исследовался. Краткие замечания в работах Маурера (Maurer, 1898, 1906) и Глюксмана (Glücksmann, 1934) не дают достаточного представления об его особенностях, а знание их необходимо для объяснения различий в миогенезе птиц и млекопитающих (Борисов, 1960, 1968).

Нами исследован гистогенез туловищной мускулатуры двух подвидов ящерицы скальной — *Lacerta saxicola armenica* *Méhely* и *L. saxicola nairensis* Dar., дополнительным материалом были развивающиеся мышцы ужа обыкновенного (*Natrix natrix* L.) и болотной черепахи (*Emys orbicularis* L.) *. Ранее автор исследовал гистогенез скелетных мышц птиц (Борисов, 1968) и млекопитающих: свиньи домашней — *Sus scrofa domestica* L. (Борисов, 1960), белой мыши (*Mus musculus* L.), человека, быка домашнего (*Bos taurus domesticus* L.), кошки домашней (*Felis catus* L.), кролика домашнего (*Oryctolagus cuniculus* L.) и морской свинки (*Cavia cobaya* Schreb.). Материал фиксировали по Буэну, Хелли, спирт-уксусной кислотой (3 : 1) и формалином. Парафиновые срезы толщиной 4—7 *мк* окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну с докраской по Маллори. Нуклеиновые кислоты определяли по методу Браше и окраской 0,2%-ным р-ром метиленового синего при PH=4,45.

Миотом ящериц формируется после выделения склеротома в результате отрастания дорсального края кожно-мускульной пластинки. Дорсальный и вентральный края сомитов у всех позвоночных являются камбиальными зонами, «конусами роста» (Maurer, 1906). У ящериц в момент отделения склеротома оба конуса уже сформированы и кожно-мускульная пластинка состоит из дерматома и двух конусов роста (рис. 1). Все эти три компонента участвуют в образовании мышечной ткани, но неодновременно. Начальное формирование миотома обеспечивается дорсальным конусом роста и происходит послойно: после образования первого слоя формируется второй, состоящий из менее дифференцированных элементов, чем первый. В этом отношении миотом пресмыкающихся похож на миотом селяхий (Борисов, 1968а), который также растет послойно за счет дорсального конуса роста. Но у селяхий первый слой миотома образуется из медиальной стенки сомита и лишь последующие слои — из материала конуса. У пресмыкающихся и вообще у амниот внутренняя часть сомита, топографически соответствующая миотому анамний, как известно, не образует мышечной ткани. У амниот она становится материалом склеротома, отчего происходит субституция первичного миотома дорсальным конусом роста, который и у анамний участвовал в формировании паравертебральной мускулатуры, а у амниот

* Материал по развитию черепахи передан нам З. П. Хопякиной, за что автор выражает ей благодарность.

становится основным ее источником. Для обозначения этого отличия миотомамниот можно называть вторичным.

У 5—8-дневных эмбрионов ящериц центр дерматома разрыхляется, превращаясь в мезенхиму. Передний и задний края каждого дерматома при этом постепенно теряют эпителиоидное строение, но не разрыхляются. Часть их клеток на месте превращается в многоядерные миобласты (рис. 2, *А*), другие клетки проникают внутрь миотома и на его медиальную поверхность (рис. 2, *Б*) и, по-видимому, также превращаются в мышечные волокна, т. к. далее клетки в миотомах почти исчезают, а соединительная ткань мышц образуется после проникновения в миотомы склеротомных клеток. В осевой мускулатуре туловища это проникновение происходит в процессе образования неметамерной мышечной закладки так же, как и у птиц (Борисов, 1968).

При распаде дерматома оба конуса роста у рептилий сохраняются. Материал дорсального конуса продолжает поступать в паравертебральную часть миотома, а вентральный конус образует двуслойный отросток сомита, составляющий вентральное его продолжение (Mollier, 1897). В этих отростках у ящериц в мышечную ткань превращается не

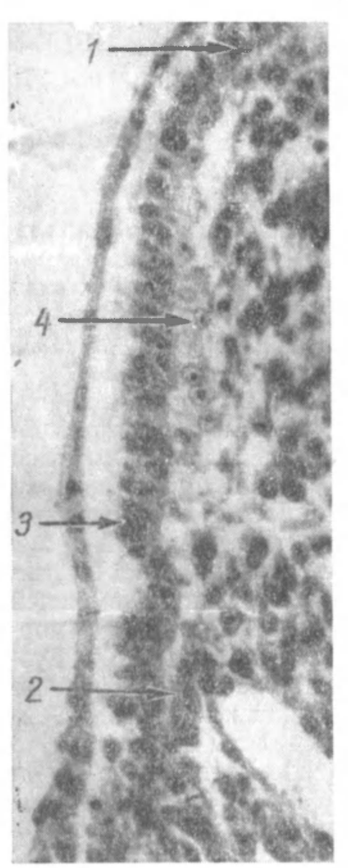


Рис. 1. Поперечный срез туловищного сомита пятидневного эмбриона ящерицы:

1 — дорсальный конус роста; *2* — вентральный конус роста; *3* — дерматом; *4* — формирующийся миотом (фиксатор Буэна, железный гематоксилин; об. 40, ок. 7×).

только медиальный слой, а и латеральный, являющийся продолжением дерматома (рис. 3, 4). Дерма стенки тела образуется у ящериц из соматоплевральной мезенхимы.

После того, как отростки пройдут примерно две трети расстояния до средней линии живота, дорсальный и вентральный конусы роста редуцируются и исчезают. У черепахи и ужа дорсальный конус исчезает несколько раньше вентрального, находящегося на конце отростка. Картины миобластического превращения дерматома у этих пресмыкающихся не столь ясны, но и у них этот процесс имеет место, хотя и в гораздо меньшем объеме, чем у ящериц. Часть клеток дерматома превращается в миобласты и у млекопитающих (Гурова, 1960; Брауде, 1954; Борисов, 1960). По-видимому, эта особенность унаследована млекопитающими от пресмыкающихся.

Из клеток конусов роста и дерматома пресмыкающихся возникают нитевидные мышечные элементы первоначально с двумя—четырьмя ядрами, расширенные в области расположения ядер, с гомогенной саркоплазмой и неупорядоченным расположением миофибрилл. Элементы такого типа возникают и в ходе миогенеза у птиц и млекопитающих (мы называем их промиотубами). Как видно из изложенного, возникают они не-

одновременно, но к моменту превращения в следующую форму — миотубы — степень дифференцировки промиотуб примерно уже одинакова. При превращении миобластов в промиотубы у ящериц (а также у птиц и млекопитающих) концентрация РНК в саркоплазме настолько резко

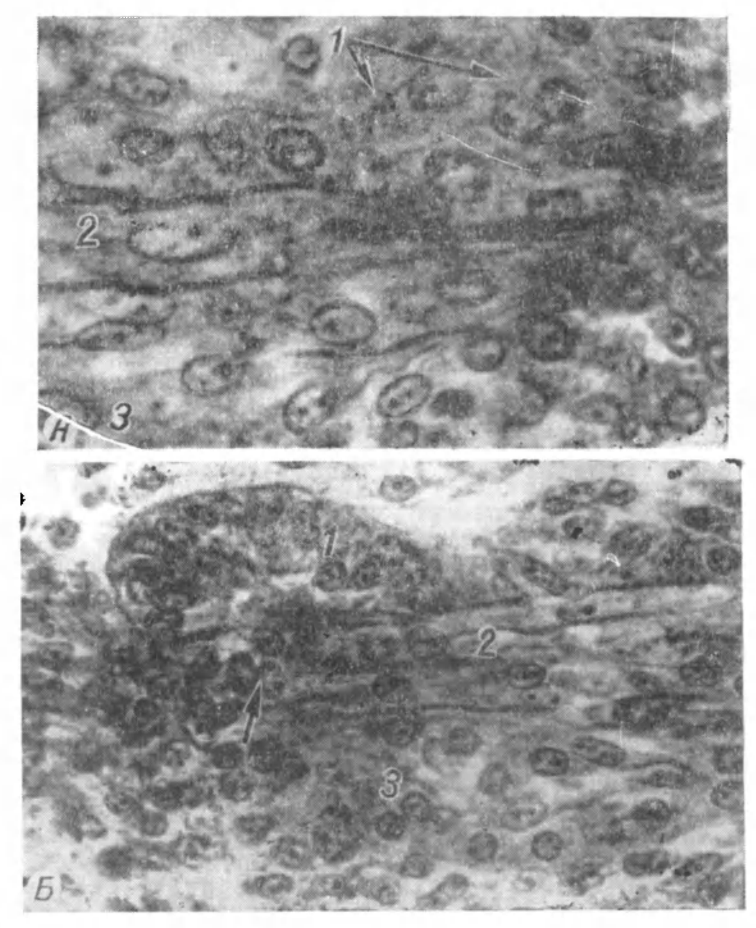


Рис. 2. Фронтальные срезы сомита восьмидневного зародыша ящерицы:
А: *1* — край дерматома, содержащий двух- и трехъядерные миобласты; *2* — миотом; *3* — склеротомная мезенхима (фиксатор Буэна, железный гематоксилин с докраской по Маллори; об. имм. 60, ок. 10Х). *Б*: *1* — край дерматома; *2* — миотом; *3* — склеротомная мезенхима. Стрелкой указаны клетки дерматома, поступающие в миотом (фиксатор Буэна, железный гематоксилин; об. имм. 60, ок. 7Х).

уменьшается, что это очевидно и при визуальной оценке. Можно полагать, что промиотубы, содержащие очень мало РНК (на грани чувствительности примененных методик), синтезируют и мало белка, почему и дифференцируются медленно. Вероятно, поэтому промиотубы, возникшие в разное время, мало отличаются и по объему, и по степени дифференцировки. При развитии мышц конечностей у амниот начальное уменьшение концентрации РНК также имеет место, но выражено оно не столь четко, как в миотомах. По-видимому, вследствие этого дифференцировка мышечных волокон туловища и конечностей уравнивается. После периода снижения коцентрация РНК повышается, а промиотубы начинают расти. Их дальнейшее созревание проходит те же стадии, что и у птиц: промиотубы превращаются в миотубы и далее в примитивные и дефини-

тивные мышечные волокна. Подробная характеристика этих форм дана в сообщении о гистогенезе мышц птиц (Борисов, 1968). Как и у птиц, осевая саркоплазма миотуб и примитивных мышечных волокон у всех пресмыкающихся окрашивается железным гематоксилином и кислыми красками и содержит следы РНК, чего нет у млекопитающих. Поздний миогенез рептилий хорошо синхронизирован: в разных мускулах и в одном мышечном зачатке превращение промиотуб в миотубы, а последних — в примитивные мышечные волокна происходит почти одновременно. К концу стадии промиотуб камбиальные клетки (конусов роста и дерматома) исчезают, и дальнейшее увеличение числа мышечных волокон у пресмыкающихся происходит вследствие продольноого расщепления уже существующих волокон. У пресмыкающихся к расщеплению способны только зрелые примитивные мышечные волокна. Расщеплению предшествует образование в молодых примитивных мышечных волокнах длинных цепочек ядер (до 11 ядер подряд). К началу расщепления цепочки становятся короче, а ядра часто располагаются не друг за другом, а попарно на одном уровне. Расщепление происходит гнездами: в различных местах мышцы появляются группы мышечных волокон, которые или отщепляют тонкие дочерние волокна, или полностью разделяются на несколько мел-



Рис. 3. Продольный срез отростка сомита девятидневного зародыша ящерицы:

1 — граница миотома и дерматома; *2* — зона слияния дерматома и миотома (фиксатор Буэна, железный гематоксилин с докраской по Маллори; об. 40, ок. 7×).

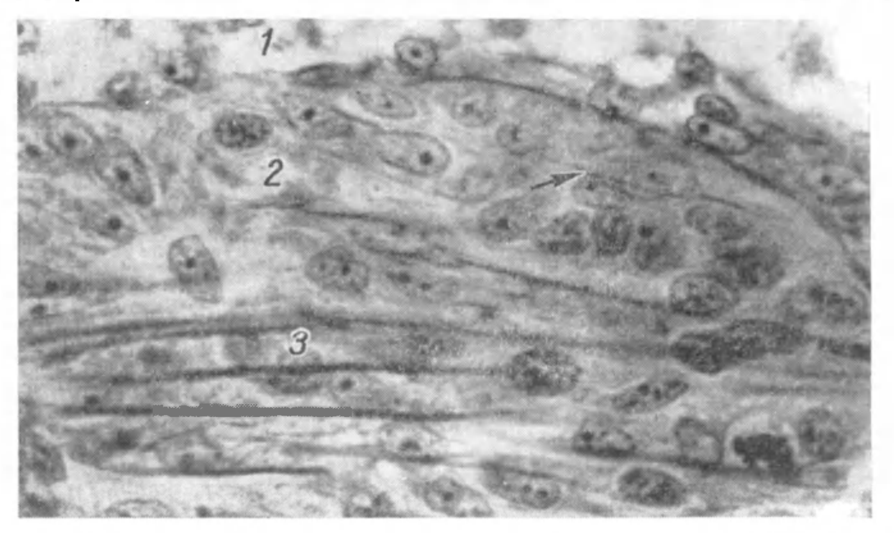


Рис. 4. Фронтальный срез отростка сомита девятидневного зародыша ящерицы в зоне слияния миотома и дерматома:

1 — соматоплевральная мезенхима, подстилающая эктодерму; *2* — дерматом с формирующимися миофибриллами (указано стрелкой); *3* — миотом (фиксатор Буэна, железный гематоксилин с докраской по Маллори; об. 40, ок. 7×).

ких (рис. 5). Дочерние волокна более зрелые, чем материнские, часть их сразу по отщеплении приобретает дефинитивное строение. В размножении участвуют не все имеющиеся мышечные волокна, часть примитивных мышечных волокон не расщепляется. Поэтому, а вероятно, и еще по какой-то неустановленной причине мышечные волокна пресмыкающихся окончательно созревают не одновременно, при вылуплении часть волокон имеет еще примитивное строение.

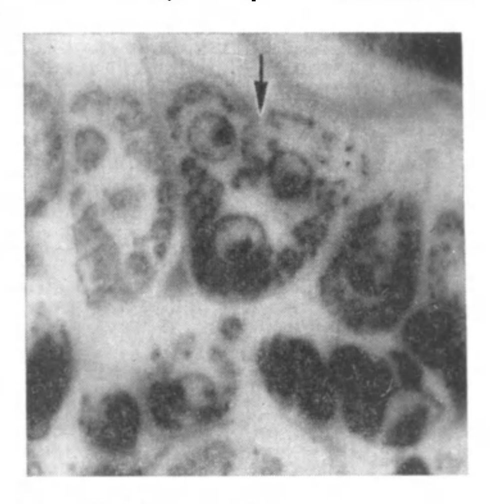


Рис. 5. Поперечный срез примитивных мышечных волокон ужа. Стрелкой показано волокно, расщепляющееся на три дочерних (формалин, железный гематоксилин с докраской по Маллори, об. имм. 90, ок. 10×).

У птиц расщепляются не только все примитивные мышечные волокна (а не часть их, как у пресмыкающихся), но также и миотубы. Со стадии миотуб до начала финального созревания расщепление идет непрерывно (Борисов, 1968). По-видимому, от этого синхронизация позднего миогенеза у птиц хуже выражена, чем у пресмыкающихся. Процесс расщепления мышечных волокон замедляет их созревание, отчего мышечные волокна оказываются разной зрелости и толщины и появляются различия между медленно- и быстрорастущими мускулами. Превращение промиотуб в миотубы и особенно миотуб в примитивные мышечные волокна у птиц происходит неодновременно, стадии миогенеза отграничены нечетко. У млекопитающих также расщепляются не только все примитивные мышечные волокна, но и зрелые миотубы. Но не у всех млекопитающих это приводит к десинхронизации позднего миогенеза. У изученных видов наиболее примитивен и близок к миогенезу птиц миогенез мыши белой: у нее стадии миогенеза слабо отграничены вследствие неупорядоченного непрерывного размножения и разного темпа созревания мышечных воколон (рис. 6). Сроки созревания разных мышц неодинаковы; например, подкожные мышцы спины со слабо расщепляющимися мышечными волокнами созревают быстрее, чем мышцы, связанные с позвоночником. Кролик домашний и морская свинка по характеру позднего миогенеза стоят близко к белой мыши, хотя синхронизация миогенеза у них несколько выше. Из работы Г. Л. Брауде (1954) также видно, что новообразование мышечных волокон (как бы оно ни происходило) начинается у кролика рано и идет, как у мыши, непрерывно. Заключение Е. А. Вальштрем (1966) о высокой синхронности миогенеза у крысы кажется нам спорным, т. к. из изложенного видно, что грызуны по особенностям их миогенеза составляют, хоть и не вполне однородную, но достаточно очерченную группу.

Наивысшая синхронность миогенеза из изученных млекопитающих обнаружена у свиньи домашней. Поздние миотубы свиньи перестают делиться, а затем синхронно превращаются в примитивные мышечные волокна. Последние долго растут, не размножаясь. В этот период они одинаковы по зрелости и выравниваются по толщине. Наличие данного периода обеспечивает последующую высокую синхронность расщепления и созревания мышечных волокон, чем миогенез свиньи отличается от такового птиц и грызунов. Такой период роста волокон, когда картин рас-

щепления нет, есть и в миогенезе кошки. Затем начинается период бурного расщепления мышечных волокон с образованием «изогенных групп», состоящих из толстого материнского волокна, окруженного тонкими дочерними. Последние зрелее материнских (первичных) и больше не де-



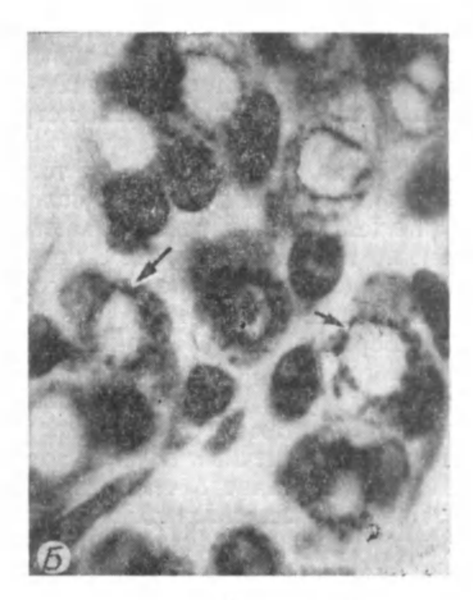


Рис. 6. Поперечные срезы мышечных волокон зародыша мыши (фиксатор Буэна, железный гематоксилин с докраской по Маллори):

А — неодновременное превращение промиотуб (*1*) в миотубы (*2*) (об. имм. 90, ок. 15×); *Б* — молодые примитивные мышечные волокна. Стрелками отмечены расщепляющиеся волокна; видно, что перерыва расщепления нет (об. 90, ок. 10×).

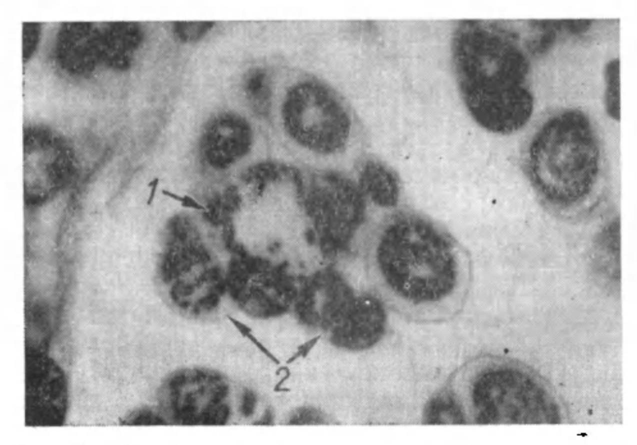


Рис. 7. «Изогенная группа» мышечных волокон плода быка домашнего:

1 — материнское волокно; *2* — дочерние волокна (фиксатор Ценкера, железный гематоксилин и смесь Маллори, об. имм. 90, ок. 10×).

лятся. «Изогенные группы» несколько меньшего, чем у свиньи, размера образуются и у быка домашнего (рис. 7). Их образование является следствием высокой синхронизации миогенеза. У птиц и грызунов четко выраженных «изогенных групп» нет; встречаются группы из толстого волок-

на, окруженного более тонкими дочерними, но эти группы друг от друга достаточно ясно не отграничены, а наиболее толстые дочерние волокна часто также расщепляются, поэтому эти комплексы не идентичны «изогенным группам».

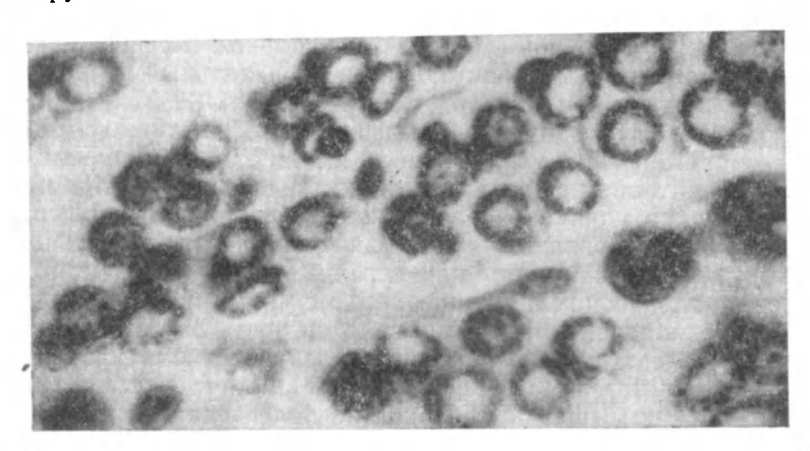


Рис. 8. Примитивные мышечные волокна восьминедельного плода человека (фиксатор Буэна, железный гематоксилин и смесь Маллори, об. имм. 60, ок. 10×). Волокна примерно одинаковы, картин расщепления нет (сравните с рис. 6, *Б*, где показана та же стадия миогенеза мыши).

Таким образом, по особенностям позднего миогенеза изученных млекопитающих можно разделить на две группы: грызуны — с низкой синхронизацией миогенеза и парнокопытные, возможно, также хищные — с высокой его синхронизацией.

Человек в этом отношении занимает промежуточное положение между двумя этими группами. Превращение промиотуб в миотубы протекает у него не вполне синхронно, но более синхронно, чем у мыши. Имеется краткий период роста примитивных мышечных волокон, когда картин расщепления нет (рис. 8). Затем начинается расщепление примитивных мышечных волокон, причем их количество растет гораздо быстрее, чем на стадии миотуб. Этот период продолжается с 16-й по 24-ю неделю (Клишов, 1960). Дочерние волокна часто содержат мало миофибрилл и биохимически отличаются от материнских (Плешкова, 1966; Fenichel, 1966), что дало повод писать о ранней дифференцировке мышечных волокон человека на «красные» и «белые». Совершенно четкого разделения примитивных мышечных волокон на два класса (материнские и дочерние) у человека все же нет. Различия в их размерах хорошо выражены только в самом начале расщепления. У человека морфологическая дифференцировка дочерних волокон не выше, чем исходных (рис. 9).

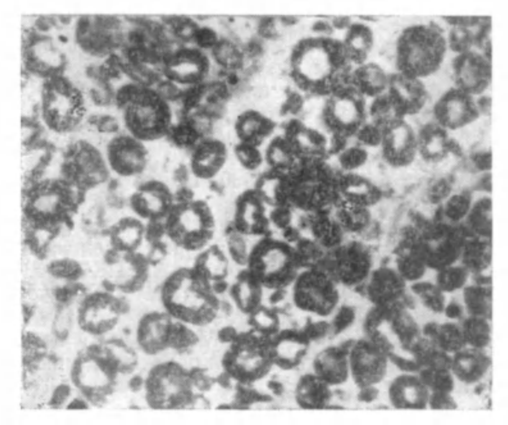


Рис. 9. Мышечные волокна семнадцатинедельного плода человека (формалин, железный гематоксилин, об. имм. 60, ок. 10×). Изогенных групп нет, разница между первичными и дочерними волокнами не отчетлива.

Суммируя вышеизложенное, можно сказать, что при переходе от пресмыкающихся к птицам и млекопитающим значение расщепления эмбриональных мышечных волокон возрастает. Расщепление становится более интенсивным и сдвигается на более ранние стадии миогенеза. Миотубы приобретают способность к расщеплению, возрастает количество расщепляющихся примитивных мышечных волокон. Дефинитивные мышечные волокна птиц и млекопитающих в пренатальный период не расщепляются (исключением является мышь, но и у нее это — редкость). У рыб и земноводяных, напротив, расщепление дефинитивных мышечных волокон — важный способ увеличения их числа. У пресмыкающихся расщепления дефинитивных волокон видеть не приходилось, но примитивные мышечные волокна начинают расщепляться поздно и расщепляются вплоть до момента превращения в дефинитивные. Следовательно, сдвиг периода расщепления на более ранние стадии — общая тенденция эволюции миогенеза позвоночных. Одновременно с увеличением значения расщепления эмбриональных мышечных волокон роль конусов роста сомита уменьшилась, вследствие чего у птиц и млекопитающих произошла их редукция — они исчезают стадийно раньше, чем у пресмыкающихся. Сдвиг расщепления мышечных волокон на более ранние стадии привел к десинхронизации позднего миогенеза: у птиц и грызунов синхронизация ниже, чем у пресмыкающихся. У ряда млекопитающих эта десинхронизация частично или полностью исчезла в результате разделения первоначально единого периода размножения мышечных волокон на два, между которыми появился синхронизирующий период роста волокон.

ЛИТЕРАТУРА

Брауде Г. Л. 1954. Наблюдения над развитием туловищной мускулатуры кролика. Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, в. 12.

Борисов И. Н. 1960. Гистогенез поперечнополосатой мышечной ткани свиньи. Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. 39, № 7.

Его же. 1968. Гистогенез поперечнополосатых мышц птиц. Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. 54, № 5.

Его же. 1968а. К вопросу об источниках развития скелетных мышц рыб. Вести. зоол., № 1.

Вальштрем Е. А. 1966. Темпы миогенеза различных зачатков скелетной мускулатуры зародышей крыс в норме и после рентгенооблучения. Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. 51, № 7.

Гурова Н. И. 1960. О развитии межреберной мускулатуры у зародыша коровы. Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, в. 29.

Клишов А. А. 1960. Гистогенез соматической мускулатуры человека. Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. 39, № 9.

Плешкова С. М. 1966. Миоглобин и цитохромоксидаза мышц в онтогенезе человека и кролика. Тр. Алма-Атинск. мед. ин-та, т. 23.

Glücksmann A. 1934. Über die Entwicklung der quergestreiften Muskulatur. Z. Anat., Bd. 103, H. 3.

Fenichel G. 1966. A. histochemical study of developing human muscle. Neurology, v. 16, № 8.

Maurer F. 1898. Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Reptilien. Morphol. Jahrb., Bd. 26, H. 1.

Maurer F. 1906. Die Entwicklung des Muskelsystems. Im O. Hertwig's Handb. d. vergl. u. experim. Entwiklungslehre. Bd. 3, Tl. 1. Jena.

Mollier S. 1897. Die paarigen Extremitaten der Wirbeltiere. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 8, H. 24.

Поступила 3.III 1969 г.

HISTOGENESIS OF SKELETAL MUSCLES OF REPTILIA AND SOME PROBLEMS OF EVOLUTION OF AMNIOTA MYOGENESIS

I. N. Borisov

(The Arkhangelsk Medical Institute)

Summary

The growing point and material of dermatome are the sources of Reptilia body muscles. After disappearance of the cambium zones, a number of muscular fibres increases by means of longitudinal delamination of the available fibres. The comparison of myogenesis of reptiles, birds and mammals shows, that during the transition from reptiles to birds and mammals the muscular fibre delamination becomes more intensive and occurs at earlier stages of myogenesis, which results in its desynchronization. In some mammals this desynchronization is overcome owing to the division of the period of muscular fibre delamination into two waves.